

N° d'enregistrement

au CNRS

AO 2528

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

LA THÈSE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

M. Pierre HUVÉ

pour obtenir le grade de Docteur Es. Sciences

Sujet de la Thèse

RECHERCHE SUR LA GENÈSE DE QUELQUES
PEUPLEMENTS ALGAUX MARINS DE LA ROCHE
LITTORALE DANS LA RÉGION DE MARSEILLE

Soutenue le

devant la Commission d'Examen

8 JUIN 1970

MM. P DRACH

Président

J FELDMANN

Examineurs

R BUVAT

Les types biologiques d'algues marines
et leur incidence sur le peuplement
des surfaces vierges

PIERRE HUVÉ

SEAWEED SIMPOSIUM
SIXTH INTERNACIONAL

Santiago de Compostela, sept. 1968

MADRID

1969



Les types biologiques d'algues marines et leur incidence sur le peuplement des surfaces vierges*

PIERRE HUVÉ**

ABSTRACT

BIOLOGICAL TYPES OF MARINE ALGAE AND THEIR OCCURRENCE IN THE OCUPATION OF VIRGIN SURFACES. — Feldmann's classification of marine algae in «biological types» is important also in the evaluation of the development of marine algal populations. The belonging to a definite biological type sets the probability that a definite species behaves as a pioneer species, transitory or durable, or rather that it is restricted to later stages. The application of the acquired knowledge to the observed changes in the populations, allows us to discriminate between simple seasonal changes and true succession.

Des auteurs divers ont tenté d'établir une classification des algues d'après leurs types biologiques en la fondant soit sur des arguments d'ordre morphologique, soit sur les modalités de leurs cycles de vie.

J. FELDMANN (1937, p. 133 et seq.) fait l'historique de tels essais et propose une classification basée «sur la durée de vie des algues et l'état sous lequel elles passent leur période de repos pendant la saison défavorable». En 1965 (paru 1966) il reprend cette classification, complétée par des exemples nouveaux, et, citant les travaux de J. ERNST, il rappelle les relations qui semblent se dégager entre la répartition verticale des algues marines dans la Manche et leurs types biologiques.

* Cette note est une contribution à un travail s'incluant dans une Thèse de Doctorat d'Etat (n.º d'inscription au C.N.R.S., Paris, A.O. 2528) et intitulé: «Recherches sur la formation de quelques peuplements algaux marins de la roche littorale, dans la région de Marseille».

** Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences de Luminy, Marseille-France.

A mon avis l'application de cette classification présente un grand intérêt pour la compréhension des phénomènes observés au cours du peuplement de surfaces vierges immergées. Poursuivant depuis plusieurs années l'étude du repeuplement de telles surfaces rocheuses (niveaux superficiels), après dénudation préalable, j'ai trouvé là des arguments permettant une meilleure interprétation des faits observés et une possibilité d'apporter des éclaircissements nouveaux aux concepts de «successions» et «d'ordre d'apparition» des populations algales. Ces notions de «types biologiques» ne devraient d'ailleurs pas être négligées lors des interprétations d'observations effectuées au cours de travaux de phytosociologie, biocénotique, etc.

ALGUES ANNUELLES

1) *Ephémérophyцées*

Algues à développement généralement rapide, à germination et développement survenant immédiatement après l'émission des éléments reproducteurs, et pouvant présenter plusieurs générations annuelles sans posséder de stades de repos.

Conséquences. Sur des substrats vierges, ces algues pourront apparaître rapidement et *feront donc partie des premiers organismes colonisateurs*. La date d'immersion du substrat importe assez peu et l'influence saisonnière, relativement faible, se marque surtout par la taille ou l'abondance de ces organismes. Il y a des probabilités d'une présence quasi-permanente de l'espèce, étant bien entendu qu'il ne s'agira pas des mêmes individus, mais de générations successives. Leur abondance ultérieure se trouvera en partie sous l'emprise d'une régulation née des interactions biotiques.

2) *Eclipsiophycées*

Algues ne se rencontrant macroscopiquement qu'à une saison déterminée et semblant faire défaut pendant le reste de l'année où elles sont cependant présentes sous une forme microscopique différente morphologiquement de l'adulte.

Conséquences. La forme macroscopique (souvent il s'agit du sporophyte) ne peut se développer qu'à partir d'un thalle microscopique peu décelable (prothalle ou pléthysmothalle suivant les cas). Ces formes macroscopiques *ne se rencontreront donc pas parmi les premières populations colonisatrices* : un cycle saisonnier complet est souvent nécessaire avant leur éventuelle première apparition. L'influence saisonnière est manifeste, notamment si la date d'immersion du substrat libre coïncide avec la période de libération des spores issues des thalles spo-

rophytiques vivant dans des régions voisines. Lorsque la forme macroscopique se développera, elle sera soumise d'emblée aux interactions biotiques issues de la concurrence des autres organismes déjà en place. Le peuplement du substrat peut donc présenter une alternance d'aspects saisonniers en rapport avec la présence éventuelle d'espèces de ce type.

3) *Hypnophycées*

Algues ne se rencontrant qu'à une période déterminée de l'année et qui sont réduites, pendant le reste du temps, à une forme de repos peu décelable (oospores, acinètes, hormogonies, protonema, germinations et plantules quiescentes).

Conséquences. Ces algues ont *peu de probabilités de figurer parmi les populations initiales*. En effet, si la date d'immersion du substrat vierge coïncide avec une période pendant laquelle la forme de repos est présente et éventuellement véhiculée par l'eau de mer, il peut y avoir fixation. Mais la germination, puis le développement conduisant à la forme adulte, ne peuvent se produire qu'en saison favorable : c'est dire que leur présence ne sera souvent décelée qu'après une longue période d'immersion, s'étalant parfois sur un cycle saisonnier complet. L'influence saisonnière de la date d'immersion du substrat est donc importante, et dans la plupart des cas ces espèces, au moment de leur développement, se heurteront à la concurrence des organismes déjà en place. Comme dans le cas précédent, le peuplement du substrat peut aussi présenter des aspects saisonniers en rapport avec la présence éventuelle d'espèces de type «Hypnophycées».

ALGUES PERENNANTES

Le développement et la durée de vie de ces algues s'étend généralement sur plusieurs années, parfois plus de dix ans : elles communiquent aux peuplements un aspect durable. Si l'on admet que les stades juvéniles des organismes sont les plus sensibles aux variations écologiques, il peut se produire des cas où l'espèce, bien qu'incapable de se réinstaller (cas dûs par exemple à la pollution apparue dans le Golfe de Marseille) puisse cependant survivre à l'état adulte durant quelques années : des peuplements à *Cystoseira stricta* de la région de Marseille en sont quelques exemples.

1) *Phanérophycées*

Algues dont toute la fronde dressée est vivace.

Conséquences. L'apparition plus ou moins rapide de ces algues sur le substrat vierge dépend :

a) du cycle de vie (date d'émission des éléments reproducteurs et vitesse de germination et de croissance, durée du pouvoir germinateur) variable avec les espèces ;

b) de la correspondance entre la date de germination possible et celle d'immersion du substrat.

Certaines Phanérophyces peuvent donc apparaître relativement tôt sur le substrat et leur présence, sous une forme juvénile, *parmi les premiers organismes colonisateurs est possible mais aléatoire*. Par contre, une fois en place, elles ont de fortes probabilités de persister en toutes saisons, conférant alors au peuplement un aspect permanent. Au cours du temps, et du fait de l'accroissement de leur taille, elles tendront à accaparer le substrat et à en interdire l'accès (par manque de place disponible) aux autres organismes, notamment à ceux qui présentent un développement saisonnier et sont, de ce fait, passagers. En populations denses, ces Phanérophyces seront les principaux agents de l'édification d'une «strate élevée» durable. Lorsque leur thalle est assez résistant, il tient fréquemment lieu de substrat et supporte alors des épiphytes divers. Ce phénomène d'épibiose permet souvent de retracer l'historique des premiers états du peuplement du substrat.

2) Chamaephyces

Ce sont des algues dont la fronde entière, également pérennante, est crustacée et étroitement appliquée au substrat. Parfois la base de la croûte est morte et surmontée de la portion vivante.

Conséquences. Les conséquences sont, dans l'ensemble, comparables à celles envisagées pour les Phanérophyces. Cependant les thalles crustacés, parfois calcifiés (Mélobésiées par exemple) ont tendance à accaparer totalement le substrat. Les Chamaephyces contribuent ainsi à former des placages souvent monospécifiques et plus ou moins épais. Certaines *peuvent apparaître très rapidement* sur le substrat vierge et prendre ainsi place *parmi les espèces initiales* : c'est ce qu'antérieurement j'ai démontré pour le *Lithophyllum tortuosum* (= *Tenarea tortuosa*) responsable de l'édification des corniches connues sous le nom de «trottoir» (HUVÉ, 1956). Les portions mortes des thalles peuvent tenir lieu de substrat permettant l'introduction, dans le peuplement, d'autres espèces lui conférant ainsi un aspect composite.

3) Hémiphanérophyces

Ces algues sont caractérisées par la destruction saisonnière d'une partie de la fronde dressée. La portion caduque est généralement formée des parties distales des frondes qui, dans le cas de populations denses, constituent une «strate élevée» à destruction saisonnière : la portion vivace est limitée à la base des axes principaux.

Conséquences. Les conséquences sont du même ordre que celles énoncées précédemment pour les Phanérophyccées. La présence d'Hémiphanérophyccées parmi les populations initiales est aléatoire et dépend des modalités de reproduction et surtout de germination des espèces envisagées. Dans un travail précédent (HUVÉ, 1958 a) j'ai étudié la réinstallation d'un peuplement à *Cystoseira stricta*. Un exposé en cours de rédaction établira que cette espèce ne peut pas figurer parmi les populations initiales et qu'il doit s'écouler approximativement un cycle saisonnier entre la date d'immersion du substrat et l'apparition possible de jeunes plantules. Le mémoire de M. GUERN (1962) consacré à l'embryologie de quelques espèces de *Cystoseira* fournit un argument important en montrant que l'embryon issu de la germination présente une période de repos avant de reprendre son développement.

Du point de vue dynamique et aspect du peuplement, les Hémiphanérophyccées communiquent aux biocénoses deux faciès à alternance saisonnière, induisant une alternance des conditions microclimatiques. Pendant la période de plein développement, la partie distale des frondes formant une «strate élevée» confère un microclimat particulier au voisinage du substrat (atténuation de l'éclairement et de l'action hydrodynamique en particulier). Au niveau de la «sous-strate» peuvent s'installer temporairement des espèces à affinités sciaphiles. C'est l'époque où les coactions biotiques atteignent leur maximum. Au contraire, pendant la période de repos, les bases des axes dressés, reliquats et témoins visibles de l'ancienne population florissante, n'ont plus qu'une action concurrentielle très réduite : une autre série d'espèces photophiles peut alors temporairement apparaître.

4) *Hemicryptophycées*

Ce sont des algues dont la portion vivace se réduit, pendant la période de repos, aux seuls organes de fixation et, suivant les cas, soit à un disque charnu, soit à des rhizomes (ou stolons) rampants : la fronde dressée disparaît totalement. Dès le retour de la saison favorable ces portions pérennantes régénèrent de nouvelles frondes dressées.

Conséquences. Avec quelques modalités dues aux particularités des espèces envisagées, les conséquences sont, dans l'ensemble, celles énumérées pour les Hémiphanérophyccées. Toutefois, du point de vue analyse qualitative des peuplements, ces espèces peuvent, pendant la période de repos, passer totalement inaperçues : il s'agit pour elles d'une période pendant laquelle leur potentiel concurrentiel est pratiquement inexistant.

RESUME ET CONCLUSIONS

La classification des algues marines suivant leurs «types biologiques» (J. FELDMANN, 1937 et 1966), présente un intérêt indéniable dans l'interprétation de la genèse des peuplements algaux marins. Les auteurs de travaux de bionomie et de phytosociologie marines devraient également s'y référer.

Malheureusement nos connaissances sur les modalités de la végétation et la durée de vie des algues sont encore trop fragmentaires. Des lacunes subsistent, entre autres, sur les points suivants :

Formation et date d'émission des éléments reproducteurs ;

Conditions de germination (période de l'année, temps éventuel de latence) ;

Premiers stades de la vie de l'algue après la germination (vitesse de croissance, plantules quiescentes...) ;

Variations des modalités de reproduction, de germination et de croissance en fonction du climat régional (influence de la répartition géographique) et plus généralement influence (optima, limites de tolérance..) des divers facteurs écologiques sur les premiers stades critiques de l'organisme.

L'application de ces diverses connaissances peut permettre, lors de l'étude de l'apparition des organismes au cours de la genèse d'un peuplement algal, de séparer les faits qui n'appartiennent qu'à une progression ou rotation saisonnières banales et ceux qui sont du ressort d'une véritable succession.

Si l'on tient compte du fait que, dans la technique courante de l'examen du substrat naturel en place, seules les algues ayant dépassé l'état microscopique seront effectivement décelables, l'appartenance de telle ou telle espèce à tel ou tel type biologique permet, en effet, d'entrevoir diverses possibilités. C'est ainsi que certaines espèces :

- 1) *ont de fortes probabilités* de figurer parmi les populations initiales et leur présence, au cours de l'année, est *passagère* (*éphémérophycées*) ;
- 2) *ne peuvent pas* figurer parmi les populations initiales et leur présence *tardive*, sous une forme macroscopique, est non seulement *passagère* mais aussi *saisonnière* (*eclipsiophycées* et *hypnophycées*).
- 3) *ont quelques probabilités* de figurer parmi les populations initiales ; leur présence est *durable* et elles ont tendance, d'emblée, à accaparer définitivement le substrat. Elles confèrent au peuplement une *physionomie quasi-permanente* (*phanérophycées* et *chamaephy-cées*) ;
- 4) *ont quelques probabilités* d'apparaître rapidement sur le substrat et

leur présence est *durable*, mais, suivant les cas, ou bien la forme macroscopique ne se manifeste que saisonnièrement (*hémicryptophycées* pro parte), ou bien la destruction partielle et saisonnière du thalle implique une *alternance de l'aspect* du peuplement (*hémiphanérophycées* pro parte);

- 5) *ne peuvent pas* apparaître sous leur forme macroscopique avant un laps de temps de l'ordre d'un cycle annuel. Leur présence est *durable* et leur potentiel colonisateur élevé. Elles confèrent au peuplement une *alternance de physionomie* en rapport avec la rotation saisonnière (*hémicryptophycées* et *hémiphanérophycées* pro parte).

Ces diverses modalités de la colonisation du substrat se traduisent par des variations concomitantes des interactions biotiques au sein de la communauté.

BIBLIOGRAPHIE

- FELDMANN, J. — 1937. *Revue algol.*, 10 : 133-157.
— 1966. *Bull. Soc. bot. Fr.*, mém. (Colloque de Morphologie, 1965), 45-60.
GUERN, M. — 1963. *Vie et Milieu*, 13 (4) : 649-679.
HUVÉ, P. — 1953 a. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 236 : 419-422.
— 1953 b. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume*, 8 : 1-27.
— 1954. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 239 : 323-325.
— 1956. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 243 : 2157-2158.
— 1958. *C. I. E. S. M., Istanbul 1956*, 14 (2) : 429-448.
— 1960 a. *C. I. E. S. M., Monaco 1958*, 15 (2) : 65-79.
— 1960 b. *C. I. E. S. M., Monaco 1958*, 15 (2) : 121-125.
NASR, A. H. — 1946. *Bull. Inst. Egypte*, 203-213.

Le stade initial et son importance réelle
dans le peuplement algal des surfaces
rocheuses du littoral marin

PIERRE HUVÉ

SEAWEED SIMPOSIUM
SIXTH INTERNACIONAL

- Santiago de Compostela, sept. 1968

M A D R I D

1969

Le stade initial et son importance réelle dans le peuplement algal des surfaces rocheuses du littoral marin*

PIERRE HUVE **

ABSTRACT

THE INITIAL STAGE AND ITS ACTUAL MEANING IN THE ALGAL POPULATION OF ROCKY SURFACES IN THE MARINE LITTORAL. — Reconstruction of algal populations on cleaned surfaces follows a definite evolution along time, that can be equated to any colonization of an «empty space». It may be worthwhile to define the concept of «initial stage», rather in sociological terms than with reference to time or to taxonomic composition. The following definition is proposed: The initial stage is characterized by a gathering at random of colonizing species, that do not have links of reciprocal dependence among them. The initial stage may include different phases (bacteria, diatoms, etc.) and is only a step in the genesis of a final population, that eventually may be considered as a climax.

Authors sustain different opinions on the meaning of an initial stage composed mostly by microscopic organisms. Most of them, and myself, acknowledge at most a role favoring the development of further populations. But this role does not last and there is no recognizable influence on the later stages. The initial stage may be an indicator of organic and inorganic particles suspended in the water.

I. LE STADE INITIAL : SA PLACE DANS LA GENÈSE D'UNE COMMUNAUTE

Dans le domaine marin, en ce qui concerne la flore algale, on peut avancer qu'il existe, en une station donnée, une *prédestination* à un certain type de peuplement (ce qui implique évidemment une permanence

* Cette note est une contribution à une Thèse de Doctorat d'Etat (Inscription au C.N.R.S., Paris, sous le n.º A.O. 2528) et intitulée «Recherches sur la formation de quelques peuplements algaux marins de la roche littorale, dans la région de Marseille».

** Laboratoire de Biologie Végétale. Faculté des Sciences de Luminy. Marseille, France.

des conditions écologiques) : les expériences de régénération de peuplements algaux préalablement détruits sont, à ce sujet, convaincantes.

Par ailleurs le processus de repeuplement de surfaces rocheuses dénudées fait apparaître une évolution chronologique. C'est un phénomène d'une portée générale mis en évidence par les nombreux travaux d'écologie portant sur le problème du peuplement de surfaces vierges, au sens large : ces recherches, très abondantes en ce qui concerne le domaine terrestre, sont incomparablement moindres pour le milieu marin. Certains ont tenté, à partir de leurs observations, de scinder l'ensemble de ce processus en différentes parties, s'appuyant sur des arguments soit biologiques, soit pédologiques ou systématiques. Ces tentatives de classification sont non seulement utiles mais encore nécessaires, tant pour la compréhension et l'interprétation de l'ensemble de la genèse d'une communauté que pour une clarification de l'exposé des faits.

Dans le domaine marin, la plupart des recherches effectuées se sont traduites par des études de peuplement de surfaces expérimentales vierges de nature diverse, très souvent d'ailleurs en relation avec le problème (de grosse importance économique ou militaire) de la salissure (=fouling) des carènes des navires. C'est dire que les auteurs ignoraient l'aspect prédestiné que devrait normalement acquérir le peuplement de leurs surfaces expérimentales : ils n'ont aucune préoccupation de biocénose finale, de «climax». Ces travaux se bornent donc très souvent à énoncer une suite, un ordre dans lequel les différentes espèces apparaissent sur les substrats dans un laps de temps relativement bref (heures, jours, parfois quelques mois).

Les notions de «types biologiques» (modalités des cycles de vie) et leurs conséquences ne sont généralement pas évoquées.

La terminologie est également le plus souvent imprécise, bon nombre d'auteurs employant alors des termes tels que «stade initial», «ordre d'apparition», «succession», «phase» etc... dont le sens exact et les limites ne sont pas toujours clairs.

Au cours de la régénération des peuplements marins étudiés, mes observations m'ont conduit à envisager un classement des faits en «étapes», «stades» et «phases» en m'appuyant sur des arguments sociologiques ou systématiques.

Sous la différenciation en *étapes* j'envisage une classification très large, donc apparemment sommaire, mais ayant l'avantage de mettre l'accent sur de *grands faits sociologiques*, que je n'hésite pas à qualifier de *primordiaux*. Je ne retiens que *deux étapes* conduisant au peuplement-type : une étape *colonisation*, suivie d'une étape *sélection* (de nature différente de la «sélection naturelle primordiale»).

La division en *stades* permet de corriger la rigidité de la classification précédente et d'envisager des degrés dans le déroulement des faits sociologiques.

Brièvement, il convient de rappeler que la notion de «stade» est depuis longtemps largement utilisée par les phytosociologues lors de l'étude de la genèse des communautés végétales terrestres. Actuellement, pour beaucoup d'auteurs, la succession des «stades» est sous la dépendance de la transformation du sol lui-même sous l'action des populations occupantes. Mais cette évolution conduisant à une maturité pédologique n'intervient pas au cours de l'établissement des populations algales marines sur substrat rocheux : c'est pourquoi je pense qu'il convient d'employer une terminologie différente.

Ainsi, dans le domaine qui me préoccupe, il me paraît suffisant de me limiter à quatre stades : le *stade initial*, le *stade de prédominance*, le *stade de prédestination* et le *stade de maturation*, auxquels j'attribue les définitions suivantes :

Le *stade initial* (Stade Pionnier in HUVÉ, 1956) est caractérisé par le *rassemblement fortuit* d'espèces colonisatrices n'ayant entre elles *aucun lien de dépendance réciproque*.

Le *stade de prédominance* (Stade de Consolidation in HUVÉ, 1956) est caractérisé par l'apparition d'une *régulation sélective* née des *interactions* se manifestant au sein des populations. Il peut débiter assez rapidement et se traduit par la *prédominance progressive* soit d'une ou plusieurs espèces transitoires, soit déjà de l'(des) espèce(s) pérennante(s) essentielle(s).

Le *stade de prédestination* (Stade de Subclimax in HUVÉ, 1956) Stade de Quasiclimax in HUVÉ, 1958) est normalement caractérisé par la *prépondérance des interactions biotiques*. Toujours inclus dans le processus de *régulation sélective*, il se manifeste par la *domination* de la communauté par l'(les) espèce(s) pérennante(s) essentielle(s) ou caractéristique(s) du peuplement *prédestiné*.

Le *stade de maturation* (Stade du Climax in HUVÉ, 1956) est caractérisé par la *stabilité* des caractères essentiels du peuplement, malgré les *interactions diverses* se manifestant toujours au sein de la communauté. Dans certains cas, le peuplement final prédestiné et stabilisé peut être assimilé à un *climax*.

Pour les botanistes du domaine terrestre le terme *phase* est réservé au développement à l'intérieur de l'association et chaque phase peut être identifiée à un stade évolutif dans une série. Dans le cadre de mes recherches marines je base la notion de *phase* plus particulièrement sur l'aspect systématique du peuplement : c'est donc surtout une *notion descriptive*. L'espèce qui semble la plus importante, en tant que principal agent de la physionomie du peuplement, est choisie pour désigner la phase du moment. Les différentes phases reconnues et décrites constituent des séquences successives dans l'aspect changeant du peuplement en évolution. Plusieurs phases peuvent s'inclure dans un stade.

La division en *étapes*, *stades*, *phases* n'est qu'un essai de classifica-

tion artificielle de phénomènes naturels et n'est établie que dans un but de commodité. Leur séparation est rarement nettement tranchée et il y a généralement passage graduel de l'un (une) à l'autre.

II. LE STADE INITIAL : SON ASPECT SOCIOLOGIQUE ET SES LIMITES

Sur la surface vierge, et dès son immersion, se déposent puis se fixent de nombreux organismes, pour la plupart microscopiques (microorganismes divers, germes reproducteurs, etc.) véhiculés par les eaux et portés, *par hasard*, au contact de cette surface. Il peut s'y adjoindre des fragments d'organismes macroscopiques ayant alors valeur de «boutures» (certaines algues, certains Hydroïdes, Bryozoaires, Spongiaires etc.).

Parmi tous ces germes reproducteurs ou fragments d'organismes ainsi amenés *fortuitement* au contact du substrat, beaucoup appartiennent à des espèces qui se montrent incapables de s'établir en cet endroit (leur nature s'avérant, par exemple, incompatible avec ce milieu). Il apparaît donc, d'emblée, une *sélection naturelle primordiale* d'où dépend, en premier lieu, la composition qualitative et quantitative des populations initiales. Beaucoup d'espèces sont d'autant plus sensibles aux conditions écologiques qu'elles sont aux tous premiers stades de leur cycle de vie et qu'elles doivent notamment franchir un cap particulièrement critique : la germination. Le détail de cette «sélection naturelle primordiale» échappe malheureusement à l'observateur, en raison des difficultés d'observation. L'expérimentateur assiste seulement à la colonisation du substrat, puis à son envahissement.

L'ordre d'apparition des différentes espèces dépend essentiellement de leur cycle de vie : durée de la germination, rapidité de la croissance, etc.

Dans les premiers temps de la colonisation, les interactions entre espèces colonisatrices, en raison de la place disponible, sont encore faibles, ou tout au moins étroitement localisées à de microrégions, et sont incapables, globalement, d'influer sur le devenir du peuplement algal. C'est dire qu'au sein de ce peuplement initial les influences gênantes et contradictoires sont peu sensibles et ne peuvent conduire à l'élimination d'une population par une autre. Les pressions mutuelles des différents organismes en présence n'ont pas encore un effet sélectif : aucune régulation ne s'est encore créée.

Néanmoins, les espèces fixées tendent à accaparer le maximum de territoire disponible, notamment par extension dans le plan du substrat (stolons, thalles encroûtants, etc...). Rapidement toute place libre est occupée et les chevauchements d'organismes sont inéluctables. Dès lors, des interactions s'établissent qui induisent un début de régulation : le stade initial est dépassé.

Pour de nombreux auteurs, la durée du stade initial se mesure en heures ou tout au plus en quelques jours. Sans que ce fait soit formellement établi, les graphiques traduisant les résultats de leurs observations tendent vers cette conception. Ils se bornent à dresser une liste systématique et une numération des micro-organismes observés, et beaucoup d'entre eux n'envisagent pas le devenir éventuel de ces populations. Sans vouloir nier l'intérêt de ces listes, je pense qu'il convient d'approfondir cette conception.

A mon sens, les limites du stade initial ne doivent pas être basées sur une notion de temps : elles doivent être établies sur des bases sociologiques. Limiter les investigations aux premières heures (ou jours) du peuplement d'une surface vierge, sans envisager l'aspect qu'aura beaucoup plus tard ce peuplement parvenu à maturation, me semble insuffisant. Autrement dit, il convient de ne pas oublier que le stade initial n'est qu'une période passagère dans le genèse d'une communauté. J'ai donc établi sa définition (cf. ci-dessus) et ses limites d'un point de vue sociologique, en insistant sur l'intervention du hasard et sur l'absence d'interactions biotiques efficaces. Lorsque la compétition engendre des interactions sélectives, le stade initial me paraît dépassé.

Par contre, l'observation montre qu'au cours de ce stade initial la physionomie du peuplement évolue. Je pense qu'il faut alors s'appuyer sur des arguments systématiques et je propose la notion de phase, purement descriptive.

C'est ainsi, par exemple, que le stade initial peut comprendre une série de phases telles que : phase Bactéries, phase Diatomées coloniales, etc...

III. LE STADE INITIAL : SON ASPECT QUALITATIF

Sur le plan descriptif, l'aspect qualitatif du stade initial varie d'une part avec les conceptions des auteurs quant à ses limites, et d'autre part, bien naturellement, avec les conditions de l'expérimentation.

Conditions expérimentales

Sans entrer dans le détail rappelons que, pour beaucoup d'auteurs, ces recherches s'incluent dans un ensemble de travaux concernant les salissures des carènes des navires (= «fouling»). Dans le but de faciliter les premières observations le substrat expérimental est alors très souvent représenté par des lames de verre, bien que, à un moindre degré, les substrats les plus divers aient été utilisés (métaux précieux compris). En raison du sujet, la plupart de ces recherches se sont effectuées en milieu portuaire, c'est-à-dire dans des eaux plus ou moins polluées et riches en matières organiques.

Personnellement, après des expériences préliminaires sur carreaux de pavement immergés à Banyuls-sur-Mer (Huvé, 1953), je me suis limité au substrat naturel en place et en «eaux libres» et j'ai surtout examiné des éclats de roche prélevés «in situ».

Aspect qualitatif : homogénéité relative à l'échelle mondiale

Je ne pense pas devoir, dans le cadre de cette note, énumérer les diverses espèces citées, même en me limitant aux seuls travaux dont j'ai eu connaissance. Il est cependant intéressant de constater que, si l'on fait abstraction de détails portant sur l'espèce et du ressort de la dissémination géographique des travaux, une homogénéité certaine se dégage.

Sur une surface vierge immergée, la fixation puis la prolifération précoces de bactéries, diatomées ou autres micro-organismes, ainsi que le dépôt de fines particules organiques ou inorganiques, ont pour résultat la formation d'un «film» perceptible, communément appelé «film primaire» (parfois «Pelagiaea» ou encore «scum» —aspect d'écume—). L'aspect, la consistance, la couleur de ce film sont variables suivant les conditions expérimentales et dépendent de la prédominance relative de tels ou tels microorganismes (bactéries, diatomées, etc...) ou autres composants.

En pratique, il est extrêmement difficile de dresser une liste complète des microorganismes initiaux, hormis, dans une certaine mesure, le cas d'expérimentations tentées sur des substrats qui se prêtent facilement à l'examen microscopique direct (lames de verre par exemple). Très souvent ces organismes ne peuvent être décelés, et éventuellement identifiés, que lorsqu'ils ont atteint une certaine taille, c'est-à-dire, en fait, lorsqu'ils ont déjà commencé leur développement. Nos connaissances sur la morphologie et la systématique au niveau des oeufs, des spores et même des états juveniles (germination et tout début de la croissance) sont encore très fragmentaires. Cette identification nécessite la collaboration de spécialistes de disciplines diverses (bactériologie, botanique, zoologie).

J'ai mentionné, dans l'article précédent de ce volume, que certaines espèces d'algues marines, du fait de leur cycle de vie comportant des stades microscopiques échappant à l'observateur, ne peuvent pas, ou plus exactement ont de fortes probabilités de ne pas figurer dans la liste des organismes initiaux. L'expérimentateur n'établit donc, en pratique, que la liste des espèces dont les caractéristiques biologiques permettent leur repérage et leur identification.

Deux types d'organismes prédominent : bactéries et diatomées. En quelques heures les bactéries peuvent former une sorte de voile ténu et translucide (je l'ai personnellement observé à Banyuls) qui peut persis-

ter même après le début de développement des macro-organismes dans le cas d'expérimentation en eaux polluées. Les Diatomées (dans l'ordre chronologique) suivent bientôt et leurs populations d'espèces sessiles forment rapidement une sorte d'enduit gluant : les genres les plus souvent cités sont, entre autres, *Licmophora*, *Grammatophora*, *Achnantes*...

Parmi les algues, il s'agit surtout de petites Ectocarpales, puis d'Ulvacées (*Enteromorpha*, *Ulva*) juvéniles.

La faune est représentée, dès les premières heures, par une prédominance de Protozoaires, puis par des larves de Crustacés Cirripèdes (Balanes par exemple)... ensuite par des Annélides, Bryozoaires, Hydraires, etc...

Influence saisonnière de la date d'immersion

La composition des populations initiales dépend, dans une large mesure, de la concordance entre la date d'immersion de la surface vierge et l'époque de reproduction et dissémination des divers organismes. De ce point de vue l'influence saisonnière est évidente : il en est de même en ce qui concerne l'ordre d'apparition des différentes espèces.

Le problème est tout autre si on le pose de la façon suivante : «Quelle est l'influence de la date d'immersion du substrat, non plus seulement sur le peuplement initial, mais au-delà, sur son évolution ultérieure jusqu'à l'achèvement de la communauté?» La réponse à cette nouvelle question dépasse le cadre de cette note (consacrée au stade initial) pour s'appliquer à l'ensemble de la genèse d'un peuplement : il me paraît suffisant de ne l'aborder que très brièvement.

Je me borne présentement à faire état d'arguments tirés d'accidents naturels pouvant être assimilés à une expérimentation : les roches littorales brisées se recouvrent, après un temps variable, d'un peuplement identique à celui des régions voisines. De même, les blocs de protection des jetées, cependant immergés à des dates différentes, présentent finalement des peuplements comparables. Ces observations banales montrent que la saison de mise en disponibilité (bris de la roche, immersion) d'une surface vierge n'influe pas sur le caractère final, et en quelque sorte fatal, du peuplement. Evidente au cours du stade initial cette influence saisonnière s'atténue et n'a aucune incidence sur la maturation du peuplement.

Cette constatation nous conduit alors à nous demander quelle est l'influence réelle des populations initiales sur l'évolution ultérieure du peuplement : quelle est donc l'importance réelle du stade initial ?

IV. LE STADE INITIAL : SON IMPORTANCE RÉELLE

L'opinion des auteurs diverge au sujet de l'importance du stade initial. De l'ensemble des travaux dont j'ai eu connaissance trois tendances se dégagent (je me limite à quelques exemples) :

- a) auteurs attribuant au stade initial une grande importance et le considérant comme nécessaire.

Ils sont peu nombreux. DANIEL (1955), dans la région de Madras, pense que le dépôt primaire est nécessaire à la fixation des larves d'organismes, tels que *Balanus amphitrite*, *Hydroides norvegica*, responsables de l'incrustation de divers substrats en milieu portuaire.

CIRINO (1958) estime qu'il y a une relation définie entre la présence de micro-organismes initiaux et l'envahissement ultérieur des populations d'organismes macroscopiques.

- b) auteurs attribuant au film primaire une action favorisante, soit vis-à-vis de la fixation ultérieure des organismes macroscopiques, soit parce que cette pellicule représente une source de nourriture attirant les prédateurs.

ZOBELL & ALLEN (1935), à la Jolla (Californie), opérant à partir de lames de verre, émettent l'idée que les films bactériens initiaux peuvent favoriser la fixation ultérieure des organismes macroscopiques. Le film constitue une surface gluante sur laquelle les formes planctoniques ou nageuses libres peuvent adhérer plus facilement en attendant l'élaboration de leurs propres organes fixateurs. Ce film primaire, enrichi de particules organiques, pourrait aussi attirer, puis retenir, des larves diverses en leur procurant une source de nourriture pendant leur jeunesse. Cependant leurs observations mettent aussi en évidence la possibilité de fixation de microorganismes, et même de macroorganismes, sur des lames de verre stériles. Ceci démontre que le film bactérien n'est absolument pas un préliminaire nécessaire. D'ailleurs son action favorisante s'estomperait rapidement et au bout de 120 heures d'immersion le nombre d'organismes fixés sur les lames, stériles ou avec film, tendrait vers une égalité.

MILLER et autres (1948) ont résumé les controverses sur ce sujet. Ils concluent que la présence du film bactérien peut faciliter l'attachement des larves du Bryozoaire *Bugula neritina*, mais n'est pas une condition préliminaire nécessaire à leur fixation et leur prospérité.

WOOD (1950) suggère qu'il existe un film initial favorisant le recouvrement secondaire, soit par une croissance ultérieure des organismes existants auxquels s'ajoutent de nouvelles fixations, soit par une stimulation de la fixation et de la croissance des premiers stades des autres organismes, stimulation résultant de la fourniture de nourriture ou de facteurs de croissance.

- c) auteurs n'ayant pas retenu d'arguments en faveur de l'importance de cette pellicule primaire.

SMITH, WILLIAMS & DAVIS (1950), dans la région de Miami, n'ont trouvé aucune indication qui puisse étayer la thèse selon laquelle le film initial serait une étape préliminaire nécessaire à la fixation ultérieure des formes plus grandes. Pour SKERMAN (1956), s'il est possible que l'installation des Balanes soit favorisée sur des plaques de verre par la présence de ce film riche en fines particules détritiques, par contre rien ne permet d'établir que ce film soit un précurseur indispensable à une colonisation prospère.

MILLARD (1952) estime que les micro-organismes initiaux ne sont pas indispensables à la fixation des autres organismes, par exemple les Balanes.

Il faut remarquer que ces trois catégories d'opinions, ci-dessus résumées, ont été formulées à la suite d'expérimentations très souvent de courte durée. J'ai déjà dit que la conception du stade initial ainsi compris était trop étroite. Pour ma part, je considère que la «pellicule primaire» (ou autre appellation similaire) n'est qu'une phase du stade initial qui néest, lui-même, qu'un épisode vers l'achèvement probable d'une communauté naturelle. Je pense donc qu'il convient de se demander quelle est l'influence du stade initial sur la genèse d'un peuplement algal tel qu'un «climax».

A titre d'exemple, je me référerai à mes propres expériences consacrées à la régénération de trois peuplements de la roche littorale : peuplements à *Lithophyllum tortuosum*, à *Lithophyllum incrustans*, à *Cystoseira sticta*. J'ai non seulement observé «in situ» la roche en cours de repeuplement, mais j'en ai prélevé des éclats en vue d'un examen minutieux et microscopique au laboratoire : les difficultés d'observation sont évidemment plus grandes que sur substrats transparents. Dans les conditions des expériences tentées à Marseille (eaux libres), ce sont surtout des algues microscopiques (Diatomées et Cyanophycées épilithes) qui ont constitué, en quelques jours, la pellicule primaire. Au cours des nombreuses observations de contrôle (roches récemment immergées, ou dégarnies par les chercheurs d'appâts, ou brisées accidentellement, etc.) il m'est arrivé de rencontrer d'emblée des organismes macroscopiques (notamment des fragments d'algues tenant lieu de «boutures») ainsi que de jeunes thalles d'espèces pionnières puisqu'appartenant au peuplement climacique.

En conséquence, j'estime que sur des substrats rugueux (roche naturelle par exemple), la pellicule initiale, souvent présente, n'est pas nécessaire à l'établissement des organismes ultérieurs : je n'ai même pas relevé d'arguments en faveur d'une action favorisant la fixation des phases suivantes. Dans le cas de populations animales il est probable, par contre, que les microorganismes ou particules organiques initiaux

puissent momentanément favoriser l'éclosion d'une population de prédateurs en quête de proies et constituer ainsi le point de départ d'une chaîne alimentaire.

La régénération des peuplements algaux de type climacique demande parfois plusieurs années et ne dépend aucunement de la présence fortuite des microorganismes initiaux.

V. LE STADE INITIAL : SA SIGNIFICATION

Au risque de décevoir, j'attribue au stade initial peu de valeur significative. Tout au plus tient-il une place historique et épisodique dans la jeunesse d'un peuplement prédestiné en cours d'élaboration, mais demeure sans aucune incidence sur sa maturation. L'examen minutieux du substrat dans les heures ou jours qui suivent l'immersion peut fournir un inventaire approché des particules ou organismes microscopiques en suspension dans le milieu liquide ambiant, le substrat étant alors plus ou moins assimilé à un piège.

VI. RESUME ET CONCLUSIONS

La régénération de peuplements algaux marins préalablement détruits fait apparaître une évolution chronologique. C'est un phénomène de portée générale qui s'observe dans tout peuplement d'une «place vide».

La notion de «stade initial» est souvent imprécise : il convient donc de le définir et d'en fixer également les limites. Je pense que sa définition et ses limites doivent être basées sur des *faits sociologiques* et non sur des arguments trop variables de durée (heures ou jours) ou d'ordre systématique (faits descriptifs réservés à la notion de *phase*).

La définition suivante est proposée : «Le *stade initial* est caractérisé par le *rassemblement fortuit* d'espèces colonisatrices n'ayant entre elles *aucun lien de dépendance réciproque*».

La description du Stade initial peut comporter diverses *phases* (Bactéries, Diatomées, organismes divers).

Le repeuplement de la roche littorale dénudée met en évidence que le Stade initial n'est autre qu'un *épisode* dans la *genèse* d'un peuplement définitif *prédestiné* (il peut s'agir d'un «*climax*») : cette proposition doit présider à toute interprétation du Stade initial.

L'opinion des auteurs diverge au sujet de l'importance qu'il convient d'attribuer aux populations initiales d'organismes généralement microscopiques. La plus répandue, et celle que j'adopte, leur reconnaît une action tout au plus favorisante (surtout lorsqu'il s'agit de populations animales) dans les quelques heures qui suivent l'immersion. De toute

façon, cette action s'estompe rapidement et n'a aucune influence sur la destinée du peuplement en cours d'élaboration. Le Stade initial ne constitue absolument pas une étape préliminaire nécessaire, sans laquelle toute fixation ultérieure serait impossible ou compromise.

Je lui attribue peu de signification, sinon celle de fournir un inventaire relatif des particules organiques ou inorganiques en suspension dans l'eau de mer au cours de la période d'immersion. Lorsque, en quelques années parfois, la maturation du peuplement algal est accomplie, le Stade initial, sous ses différents aspects systématiques possibles, n'est plus alors qu'un souvenir historique dans la genèse de la communauté réinstallée.

BIBLIOGRAPHIE

- CIRINO, E. F. — 1958. *Diss. Abstr.*, 19 (6): 1174.
 DANIEL, A. — 1955. *J. Madras Univ.*, Sect. B, 25 (2): 189-200.
 DANSEREAU, F. — 1956. *Revue Can. Biol.*, 15 (1): 1-71.
 HUVÉ, P. — 1953. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, 8: 1-27.
 — 1958. *Com. int. Explor. scient. Mer Méditerranée*, 14 (2): 429-448.
 — 1960. *Com. int. Explor. scient. Mer Méditerranée*, 15 (2): 65-79.
 LELOUP, E., & L. VAN MEEL. — 1965. *Inst. R. Sci. nat. Belg.*, Mém. 154, 189 p.
 MILLARD, N. — 1952. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 33 (4): 415-445.
 MILLER, M. A., J. C. RAPEAU, & W. F. WHEDON. — 1948. *Biol. Bull.*, 94: 143-147.
 OPPENHEIMER, C. H., & M. H. VANCE. — 1960. *Z. allg. Mikrobiol.*, 1 (1): 47-52.
 PHILLIPS, J. — 1934. *J. Ecol.*, 22: 554-571.
 — 1935. *J. Ecol.*, 23: 210-246, 488-508.
 SKERMAN, T. M. — 1956. *N. Z. J. Sci. Technol.*, B, 38 (1): 44-57.
 SMITH, F. G. W., R. H. WILLIAMS, & CH. C. DAVIS. — 1950. *Ecology*, 31 (1): 119-146.
 WOOD, E. J. F. — 1950. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.*, 1 (1): 85-91.
 ZOBELL, C. E., & E. C. ALLEN. — 1935. *J. Bact.*, 29: 239-251.

PUBLICATIONS PRELIMINAIRES

oooooooooooooooooooooooooooo

- 1 - Révision des Polypes Campanulinides méditerranéens : I .
Rec. Trav. Stn mar. Endoume, fasc. 4, 34-52, 1954
- 2 - Note sur Halecium conicum Stechow 1919. - Vie et Milieu, t. 3,
fasc. 1, 65-67, 1952
- 3 - Biologie de l'Hydraire Hypsorophus quadratus (Forbes) 1848 en
Méditerranée occidentale.- Bull. Inst. océanogr., n° 1019, 11 p.,
1953
- 4 - Etude expérimentale du peuplement de surfaces rocheuses immergées
en Méditerranée occidentale. - C.R. Acad. Sci., Paris, t. 236,
pp. 419-22, 1953
- 5 - Compte-rendu préliminaire d'une expérience de peuplement de sur-
faces immergées. - Rec. Trav. Stn mar. Endoume, fasc. 8, pp. 1-31,
1953 .
- 6 - Etude expérimentale de la réinstallation d'un "Trottoir à Tenarea"
en Méditerranée occidentale. - C.R. Acad. Sci., Paris, t. 239,
pp. 323-5, 1954 .
- 7 - en collaboration avec H. HUVE. - Zonation superficielle des côtes
rocheuses de l'Etang de Berre et comparaison avec celles du Golfe
de Marseille (de Carry à Sausset). - Vie et Milieu, t. 5, fasc.3,
pp. 330-65, 1954 paru 1955 .
- 8 - Sur des propagules planctoniques de l'Hydroïde Halecium pusillum
(Sars). - Bull. Inst. océanogr., n° 1064, 12 p., 1955 .
- 9 - Résultats sommaires de l'étude expérimentale de la réinstallation
d'un "Trottoir à Tenarea" en Méditerranée occidentale. C.I.E.S.M.M.
Rapp. & Proc.-verb., vol. 14, pp.429-48, 1956 paru 1958 .
- 10 - Sur la réinstallation d'un "Trottoir à Tenarea" en Méditerranée
occidentale. - C. R. Acad. Sci., Paris, t. 243, pp. 2157-58, 1956 .
- 11 - Contribution préliminaire à l'étude des peuplements superficiels
des côtes rocheuses de Méditerranée orientale . - Rec. Trav. Stn
mar. Endoume, fasc. 21, pp. 50-66, 1957 .

- 12 - Résultats préliminaires de l'étude expérimentale de la réinstallation de peuplements à Lithophyllum incrustans Philippi. -
C.I.E.S.M.M., Rapp. & proc.-verb., vol. 15, fasc. 2, pp. 65-79,
1958 paru 1960 .
- 13 - Résultats sommaires de l'étude expérimentale de la réinstallation d'un peuplement à Cystoseira stricta (Montagne) Sauvageau . -
C.I.E.S.M.M., Rapp. & Proc.-verb., vol. 15, fasc. 2, pp. 121-25,
1958 paru 1960 .
- 14 - en collaboration avec H. HUVE & J. PICARD. - Aperçu préliminaire sur le benthos littoral de la côte rocheuse adriatique italienne.
C.I.E.S.M.M., Rapp. & Proc.-verb., vol. 17, fasc. 2, pp. 93-102,
1962 paru 1963 .

